Heft 1
9/1958

Über den Einfluß des Flugverhaltens auf den Massenwechsel des Großen Kohlweißlings *(Pieris brassicae L.)*

Von

H. ROER, Bonn

Der Große Kohlweißling *(Pieris brassicae* L.), ein vermutlich in prähistorischer Zeit von Nordafrika und Vorderasien, der heutigen Südgrenze seines paläarktischen Verbreitungsgebietes, zusammen mit seinen wichtigsten kreuzblütigen Nährpflanzen nach Norden vorgedrungener Tagfalter aus der Familie der Pieriden, kommt in ganz Europa, jedoch mit nach Norden abnehmender Generationszahl vor. Charakteristisch für sein Auftreten ist die plötzliche Zunahme der Populationsdichte nach oft jahrelangem Ausbleiben und der ebenso rasche Zusammenbruch nach einer derartigen Massenvermehrung. Aus zahlreichen Meldungen der letzten Jahrzehnte geht hervor, daß *Pieris brassicae* in den Jahren 1908, 1917, 1932, 1936/37, 1947 und 1955/56 in weiten Teilen Mitteleuropas außergewöhnlich stark auftrat, während er sich in der Zwischenzeit allgemein nur in schwer ausrottbaren „eisernen" Beständen hält. Nur einige „permanente" Befallsgebiete in Südskandinavien machen hier eine Ausnahme. — Die dortige Landwirtschaft trägt diesem Umstand von jeher durch besondere Kohlanbaumethoden Rechnung. — Wieweit daneben noch in den mitteleuropäischen Gebirgslagen sowie im niederösterreichischen Raum isolierte Gebiete mit überdurchschnittlicher Populationsdichte bestehen, bedarf noch eingehender Untersuchung. Gründe für diese Sonderstellung liegen möglicherweise in den besonderen klimatischen Verhältnissen. Neben einem effektiveren Luftaustausch, der eine Herabsetzung der Tagesamplitude bewirkt, zeichnen sich diese Areale allgemein durch stärkere Insolation und größere Luftfeuchtigkeit aus.

Im folgenden soll die Populationsdynamik des Falters näher untersucht und mit bestimmten Lebensgewohnheiten in Verbindung gebracht werden. Ohne auf Einzelheiten des Massenwechselproblems hier näher einzugehen, sei nur vermerkt, daß ein Insektenbestand durch verschiedene Faktorengruppen beeinflußt werden kann. Von diesen sind Witterungsfaktoren, vor allem Sonnenscheindauer, Temperatur und Feuchtigkeit und Änderungen des Vertilgerkreises (Parasiten und Räuber) zum Teil eingehend erforscht worden. Vor allem hat Blunck in detaillierten Studien den Einfluß von Parasiten und Hyperparasiten auf den Gradationsverlauf des Großen Kohlweißlings untersucht. Erschwert wurden aber alle Freilanduntersuchungen durch den Umstand, daß der Falter zeitweise ausgedehnte Wanderungen unternimmt und dabei in Gebieten auftaucht, in denen er sonst keine Lebensbedingungen findet oder aus anderen Gründen weitgehend fehlt. Dieser Umstand hat mit dazu beigetragen, daß wir zu einer klaren Vorstellung über die Ursachen des Massenwechsels noch nicht gekommen sind.

Flugverhalten

Es erscheint daher angebracht, zunächst einmal die Fluggewohnheiten des Großen Kohlweißlings kurz zu skizzieren. Meine auf Grund von Markierungsversuchen erzielten Ergebnisse lassen erkennen, daß ein Teil der Frühjahrsfalter in Mitteleuropa nach Norden abwandert, während ihre Nachkommen, die bei weitem das Hauptkontingent der Migranten stellen, eine südliche Ausbreitungsrichtung erkennen lassen. Der Prozentsatz abwandernder Falter schwankt innerhalb der einzelnen Generationen und Jahre. Massenflüge sind in der Regel die Folge starker Vermehrung in dem betreffenden Gebiet. Sie konzentrieren sich demnach auf die wenigen „Massenwechseljahre". Im Gegensatz dazu werden Einzelwanderer auch in „schlechten" Falterjahren beobachtet und dann nicht selten weit entfernt von Brutplätzen.

Die Geschlechter zeigen unterschiedliches Flugverhalten. Während sich Weibchen schon am Schlüpftage bei geeigneter Witterung absetzen können, verbleiben die männlichen Falter mehrere Tage am Startplatz und suchen in regelmäßig beflogenen Revieren nach kopulationsbereiten Geschlechtspartnern. Besondere Aufmerksamkeit widmete ich der Orientierung in Wanderstimmung befindlicher Falter. Dabei zeigte sich, daß außer der Luftströmung auch optische Reize die Flugrichtung der Wanderer bestimmen können.

Während in größeren Höhen wandernde Falter sich wahrscheinlich ausschließlich nach der Luftströmung orientieren, wobei sie vor allem schwache Winde voll ausnutzen, tritt in Bodennähe Leitlinieneinfluß hinzu. Kann ein in Wanderstimmung befindlicher Falter die Luftströmung nicht mehr perzipieren (etwa ab 0,5 Beaufort), weil diese unterhalb seiner Reizschwelle liegt, steigt er so lange kreisenden Flugs empor, bis die „freie" Atmosphäre erreicht ist und streicht dann mit dem Wind ab. Beobachtungen von Segelfliegern zufolge lassen sich vom Wandertrieb erfaßte Falter auch durch Thermalströmungen in größere Höhen verfrachten. Durch Rückmeldung belegte maximale Flugleistung markierter Kohlweißlinge liegt gegenwärtig bei 95 km, die höchste Tagesleistung bei 30 km (direkte Entfernung zwischen Start- und Fangort). Zwischen Wanderflügen einerseits und Nahrungs- bzw. Eiablageflügen andererseits bestehen grundsätzliche Unterschiede. Während der aktiv wandernde Falter einem Richtungsziel zustrebt, müssen hier (beim Nahrungsflug) räumlich fixierte Objekte genau angeflogen werden, was nur durch rechtzeitige Kompensation aller entgegenwirkenden Faktoren möglich ist. Diese Triebhandlungen würden leerlaufen, wenn der Falter — z. B. infolge zu starker Luftbewegung — nicht zielsicher fliegen könnte. Daraus resultiert mehr als beim Wanderfalter die Tendenz, mit zunehmender Windstärke gegen die Luftströmung zu fliegen. Ab Stärke 4 vermag ein nahrungssuchender Großer Kohlweißling nur noch gegen den Wind eine Blüte sicher anzusteuern. Er fliegt dann gewöhnlich dicht am Boden dahin, jeden Windschatten geschickt ausnutzend.

Massenwechsel und Migration

In den Jahren 1953—1957 wurden Erhebungen über den Gradationsablauf des Großen Kohlweißlings angestellt, und zwar an Hand eingehender Kontrollen in den verschiedensten Teilen seines europäischen Verbreitungsgebietes [1]). Dabei ergab sich folgendes Bild:

1953 Im Herbst des Jahres Massenauftreten von Raupen und später gesunden Puppen in Dänemark. Auf den dänischen Ostseeinseln und in Jütland 17 000 lebende Puppen eingetragen. Während die Sommergeneration südlich davon, im Raum Kiel-Eckernförde, noch schwach bis mittelstark auftritt, fehlt sie im Rheinland und im gesamten mitteldeutschen Raum nahezu völlig.

1954 Im Juni/Juli etwa 40 000 Raupen an der Westküste Jütlands, zwischen Ribe und Esbjerg/Dänemark, eingetragen. Parasitierung durch die Braconide *Apanteles glomeratus* L. mit 10 % äußerst schwach. Bis zum Herbst verschiebt sich die Grenze stärkeren Raupenauftretens südwärts bis in die Lüneburger Heide. Falterflug im Rheinland und südlich davon weiterhin schwach. Außer einem einzelnen, am 8. 8. in den Alpen registrierten *Brassicae*-Wanderflug liegen keine Angaben über verstärktes Auftreten im übrigen Europa vor.

1955 Während die im Mai schlüpfende Frühjahrsgeneration im Rheinland verstärkt fliegt, fehlt sie in Mittel- und Süddeutschland noch fast vollständig. In Erlangen wurden z. B. im Monat Mai von einem Beobachter nur 3 *Brassicae*-Falter registriert. Ein allgemeines Anziehen der Populationskurve macht sich erst bei der folgenden Generation bemerkbar. Im Raume Bonn fliegt die Art plötzlich intensiv. Starkes Falterauftreten trotz ungünstiger Witterung von Anfang August bis in den September hinein wird aus verschiedenen Teilen Nordbayerns sowie aus dem Raum Passau-Salzburg gemeldet. Wittstadt gibt für Erlangen den 12. 8. als Höhepunkt des Falterauftretens an. Am 18. des Monats werden dort an einer *Buddleya variabilis* 173 *Brassicae*-Falter gezählt, von denen viele ortstreu sind. In der Folge schreiten die Weibchen dort in zunehmender Zahl zur Eiablage. — Über die Wandertendenz und Hauptausbreitungsrichtung der bayrischen Falter gehen die Ansichten auseinander. Wittstadt gibt für die Herkunft der im Raum Passau-Salzburg registrierten Flüge das niederösterreichische Donaugebiet an. — Auffällig ist das völlige Fehlen des Großen Kohlweißlings in Südwestdeutschland (Pekarsky). — Im gleichen Herbst macht sich eine merkliche Abnahme der Populationsdichte im südskandinavischen Raum bemerkbar, eine Erscheinung, die nicht auf verstärkte Abwanderung zurückgeführt werden kann.

---

[1]) Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

1956 Die dänischen Frühjahrsfalter sind derart geschwächt, daß Nachkommen fast völlig ausbleiben. Von 26 000 dort über Winter eingetragenen und auf ihre Vitalität untersuchten Individuen sind nur etwa 40 % lebensfähig. Massenvermehrungen in der norddeutschen Tiefebene bleiben aus. Dagegen fliegen die Frühjahrsfalter im Rheinland außergewöhnlich stark. Deren Nachkommen treten dort bereits wieder zahlenmäßig erheblich zurück. — Die Welle starken Falterauftretens geht im Laufe des Sommers über ganz Mitteleuropa hinweg. Im ganzen südwärts gerichtete Massenflüge von bisher kaum jemals beobachteter Intensität werden aus Sachsen, Thüringen sowie aus vielen Teilen des Voralpen- und Alpengebietes gemeldet. Zwischen dem 5. und 22. 8. fliegen Kohlweißlinge in Schwärmen südlich der Linie Dresden — Zeitz — Erfurt ausnahmslos nach Süden. Falter überqueren in großer Zahl das Fichtelgebirge und fliegen nach Oberfranken und in die Oberpfalz. Berichten der deutsch-österreichischen Forschungszentralen für Schmetterlingswanderungen zufolge stauen sich die Faltermassen im voralpinen Raum infolge der meist ungünstigen Wetterlage, um schließlich den Südflug über die Alpen anzutreten. Fraßschäden bleiben daher in Bayern mäßig. Aus Südbayern und Südböhmen nach Österreich einfliegende Kohlweißlinge lassen sich bis zur italienischen Grenze unter Kontrolle halten. Damit deckt sich die Feststellung von Daniel, wonach die Art im Raum Bozen und Kaltern (Südtirol) sowie in den Dolomiten zu dieser Zeit zahlreicher als in anderen Jahren fliegt. — In Mitteleuropa bricht die Massenvermehrung im Herbst überraschend zusammen, was nicht allein eine Folge zunehmender Parasitierung sein kann. — Inzwischen macht sich auch im Bereich der Pyrenäen und vor allem in den Kohlanbaugebieten Nordspaniens zunehmende Populationsdichte des Großen Kohlweißlings bemerkbar.

In den Bewässerungsgärten zwischen Tarragona und Barcelona wird nahezu völlige Vernichtung der Gemüsekohlpflanzungen im Spätherbst registriert. Die Puppen kommen großenteils gesund durch den Winter.

1957 Im südlichen Dänemark, Norddeutschland und Holland kommt es an keiner Stelle zu stärkerem Falterflug, während die Populationen in Mitteleuropa schnell auf ihren „eisernen" Bestand zurückgehen. Massiert fliegt *Pieris brassicae* im April noch einmal im Bereich der Mittelmeerküste Nordspaniens. Populationsmarkierungen lassen dort keinen Anhaltspunkt für gerichtete Wanderflüge erkennen. Die zahlenmäßig schwache Nachkommenschaft dieser ersten Faltergeneration führt auch hier zum Zusammenbruch der Gradation. — Im Oktober stellenweise starker Weißlingsflug in Thrazien und Westanatolien. Die Nachkommen richten in den Huertas an Cruciferen zum Teil schweren Schaden an und kommen bis Anfang Dezember zu Tausenden gesund zur Verpuppung.

Aus diesen Erhebungen geht hervor, daß *Pieris brassicae* in den Jahren 1953 — 1957 in Europa eine Massenvermehrung durchmachte, die sich von Skandinavien aus in südlicher Richtung über Mitteleuropa bis in die Mittelmeerländer verfolgen ließ. Diese Verlagerung des Gradationsgebietes ist keine Zufallserscheinung. Berichten der deutschen Pflanzenschutzämter und biologischen Reichsanstalten ist zu entnehmen, daß ein ebenfalls südwärts gerichteter Gradationsverlauf in den Jahren 1936 bis 1937 zum mindesten im deutsch-österreichischen Raum stattgefunden hat. Ein Vergleich dieses Gradationsverlaufes mit der allgemein südwärts gerichteten Ausbreitung der Sommerfalter, die das Hauptkontingent der Wanderer stellen, läßt Wechselbeziehungen zwischen beiden Erscheinungen vermuten.

Erklärungsversuch der Massenwechselverlagerung

Die unmittelbare Aufeinanderfolge von Populationsanstieg und Krise sowie die damit verbundene rasche Wiederherstellung der ursprünglichen Populationsdichte einerseits und die Ergebnisse langjähriger Zuchtversuche Bluncks sowie eigener Freilandbeobachtungen am Kohlweißling andererseits lassen die Frage berechtigt erscheinen, wieweit gradationsbegrenzende Wirkungen populationsgenetischer endogener Faktoren den Massenwechsel und dessen Verlagerung beeinflussen können. Man könnte den eisernen Bestand eines Gebietes als eine Population mit genähert konstanter Erbstruktur betrachten, die infolge von Degenerationserscheinungen, d. h. durch Herausmendeln vorhandener rezessiver Erbfaktoren, auf dem Inzuchtwege entstanden ist und sich auf einem niedrigen Niveau über lange Zeit zu halten vermag. Die Ursache der Regeneration einer Population aus derartigen Restbeständen könnte auf zeitweises Nachlassen des Selektionsdruckes zurückzuführen sein, wie Untersuchungen an Forstschädlingen belegen. Die Verlagerung des Massenwechselgebietes bei *Pieris brassicae* läßt jedoch vermuten, daß hier anderen Faktoren entscheidende Bedeutung zukommt.

Schon bei Williams findet sich die Anmerkung, daß *Pieris brassicae* in England wahrscheinlich aussterben würde, wenn der Falter nicht regelmäßig vom Kontinent, und zwar aus den Küstengebieten der Nord- und Ostsee, zufliegen könnte. Einzelne Zuwanderer werden auch tatsächlich in manchen Jahren auf dem Kanal beobachtet. Es scheint demnach nicht ausgeschlossen, daß den einzeln wandernden Kohlweißlingen, denen man bislang kaum Beachtung geschenkt hat, populationsdynamisch eine besondere Bedeutung zukommt. Geht man von der Voraussetzung aus, daß derartige Wanderfalter auf ihrem Zuge mit Geschlechtspartnern fremder, d. h. räumlich getrennter Populationen kopulieren, so könnte das eine Regeneration dieses Bestandes auf der Basis des Heterosiseffektes nach sich ziehen [2]). Eine allgemeine Vitalitäts- und Leistungssteigerung

[2]) Unter Heterosis versteht man das sogenannte Luxurieren der Bastarde, das sich in der Steigerung der Wüchsigkeit und Lebenskraft sowie in der gesteigerten Leistungsfähigkeit äußert.

in der Sexualsphäre wäre vor allem bei solchen Nachkommen zu erwarten, deren Eltern aus genetisch stark voneinander abweichenden Inzuchtlinien stammen. Dieser Effekt könnte sich bei verstärkter Migrationsneigung der Nachkommen ebenso auf Nachbarpopulationen übertragen und somit eine allgemeine Kettenreaktion mit südwärts gerichtetem Verlauf auslösen (Hauptwanderrichtung). Auf diese Weise ließe sich die 1953 bis 1957 über Mitteleuropa hinweggezogene Massenvermehrung erklären.

Für die Möglichkeit eines Genaustausches zwischen den Populationen spricht schon die Tatsache, daß der Große Kohlweißling in dem europäischen Massenwechselgebiet nicht in morphologisch-differenzierte Rassen aufgespalten ist.

Überdies stimmen die allgemeinen Auswirkungen des Heterosiseffektes auf eine Population mit dem äußeren Gradationsverlauf beim Großen Kohlweißling in entscheidenden Punkten überein [3]). Für beide Erscheinungen ist die plötzliche Zunahme der Populationsdichte und der ebenso schnelle Zusammenbruch charakteristisch. Da aber parallel mit dem Populationsanstieg auch die Zahl der Parasiten und Krankheiten zunimmt, bleiben Inzuchtschäden leicht unbemerkt.

Zusammenfassung

In den Jahren 1953 — 1957 ging über Teile Europas eine Massenvermehrung des Großen Kohlweißlings *(Pieris brassicae)* hinweg, die in Skandinavien ihren Anfang nahm und sich bis in die Mittelmeerländer verfolgen ließ. Ein entsprechender Gradationsablauf im deutsch-österreichischen Raum läßt sich an Hand der Literatur auch für die Jahre 1936 bis 1937 nachweisen. Dieser südwärts gerichtete Verlauf stimmt mit der allgemeinen Ausbreitungsrichtung der Sommerfalter, die das Hauptkontingent der Wanderer stellen, überein. Es wird vermutet, daß eine Regeneration der Populationen von Nord nach Süd durch Einzelwanderer im Wege des Inzucht-Heterosiseffektes ausgelöst wird.

Literatur

Blunck, H.: Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 1. Beitrag: *Mesochorus pectoralis* Ratz. und seine Bedeutung für den Massenwechsel des Kohlweißlings. Zschr. angew. Ent., **30**, 418—491, 1944.

— Zur Kenntnis des Massenwechsels von *Pieris brassicae* L. mit besonderer Berücksichtigung des Dürrejahres 1947. Zschr. angew. Ent., **32**, 141—171, 1951.

— Beobachtungen über Wanderflüge von *Pieris brassicae* L., Beiträge zur Entomol., **4**, 485—528, 1954.

Klein, H. Z.: Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Kohlweißlinge. 1. Der Einfluß der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf Entwicklung und Mortalität von *Pieris brassicae* L.. Zschr. angew. Ent., **19**, 395—448, 1932.

[3]) Untersuchungen über Bastardwüchsigkeit bei Insekten sind bisher nur an der Honigbiene *(Apis mellifica* L.) und dem Maulbeerseidenspinner *(Bombyx mori* L.) vorgenommen worden. Ein Modellversuch zur tierischen Leistungssteigerung auf dem Wege der Inzucht-Heterosiszüchtung wird seit Jahren am Seidenspinner im Institut für Züchtungskunde der Bundesforschungsanstalt für Kleintierzucht in Celle durchgeführt.

Pekarsky, P.: Falterbeobachtungen im Jahre 1956. Ent. Zschr. Stuttgart, **67**, 258—260, 1957.

Speyer, W.: Die Wandergewohnheiten und der Flug des Großen Kohlweißlings (*Pieris brassicae* L.). Zschr. Pflanzenkrankh., **55**, 335—341, 1948.

Warnecke, G., Wittstadt, H., u. a.: Wanderfalterbeobachtungen im Jahre 1956 im mitteleuropäischen Raume. Ent. Zschr. Stuttgart, **68**, 19—24, 1958.

Williams, C. B.: Seasonal Changes in Flight Direction of Migrant Butterflies in the British Isles. Jour. An. Ecol., **20**, 180—190, 1951.

— The Migration of the Cabage White Butterfly (*Pieris brassicae* L.). Verh. VII. Int. Kongr. Ent., Berlin, 1938, **1**, 482—493, 1939.

—, Cockbill, G. F., Gibbs, M. E., & Downes, J. A., Studies in the Migration of Lepidoptera. Trans. ent. Soc., London, **92**, 101—283, 1942.

Wittstadt, H.: Bericht über den Wanderzug von Weißlingen (Pieriden) in den bayerischen Gebieten im Sommer 1955. Nachrichtenblatt bay. Entomologen, **5**, 12—15, 28—31, 1956.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Roer, Bonn, Koblenzer Str. 160, Museum Koenig.